

日本原産花卉遺伝資源の保全と利用

誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	半田,高 山本,将
発行元	養賢堂
巻/号	93巻8号
掲載ページ	p. 685-697
発行年月	2018年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



日本原産花卉遺伝資源の保全と利用 ～ツツジとユリを例に～

半田 高*・山本 将**

〔キーワード〕: ツツジ, ユリ, 遺伝資源, 保全, 利用

はじめに

日本は観賞用園芸植物である花卉の遺伝資源供給国として極めて重要な役割を果たしてきた。ツツジ・シャクナゲ, ツバキ・サザンカ, ユリ, クレマチス, バラ, アジサイ, カエデ, ツタ, アオキ, フジ, ヤマブキ, ギボウシ, イタドリ, ヤツデ, アオキ, イヌツゲ, サクラ, フジ, レンギョウなど, 現在, 世界の温帯地域で広く親しまれている花卉の多くは, 日本原産の野生種や園芸品種群を育種素材として導入されたものがもととなっている。また, 観賞を主とする花卉では, 農作物で主な育種目標となる栽培・収量等の形質に先んじて, 観賞価値(美)に関する形質が, より重要な育種目標とされる。しかし, 観賞価値の基準や評価は必ずしも一定ではなく, 地域・風土, 民族・文化, 世代・時代背景等で異なり, 日本原産の花卉遺伝資源を用いた育種や園芸文化にも, 独自の美意識が反映されている(日高・白幡 2007)。

筆者らは, ツツジ, ユリ, アジサイ, ハナショウブなど日本原産の花卉について, 自生地の野生集団と, そこから成立した園芸品種群とを比較することで, 現存する自生地の遺伝的多様性の把握や, 野生種から園芸品種化する過程について明らかにしようとして研究を続けている。本稿ではその一部を紹介することで, 自生地保全のガイドライン作成や, 適切な配慮と合法的手続きを経た上で育種素材として利用する一助になればと考える。

1. 日本原産の花卉遺伝資源と園芸品種群の成立について

日本は北海道, 本州, 四国, 九州, 沖縄といった主な島に加えて, 大小様々な多くの島々を有し, 列

島上には 1000~3000m 級の急峻な山が連なっていることで, 極めて変化に富んだ地形の国土を持つ。また, 中緯度のユーラシア大陸東岸に位置するため海洋性と大陸性の両方の気候の影響を受けることで, 亜寒帯, 温帯, 亜熱帯と異なる気候帯に属して明瞭な四季があり, 世界平均の 2 倍近い豊富な降水量と, 総じて弱酸性の肥沃な土壌を有する。このため植物は, 日本列島の北から南, 日本海側と太平洋側, 山地と平地, 内陸と海岸, 隔離された島々など多様な環境下や花粉媒介昆虫相の変化に適応してきた。結果として, 日本は固有種が多く認められる植物遺伝資源の二次的な発生中心(ホットスポット)となっている(加藤・海老原 2011; 近藤・平野 2017)。

日本における野生種から園芸品種群への成立過程では, 花の色や大きさの変異だけでなく, 野性味, 繊細さ, 様式美, 異形なものなど, 様々な感性と美意識に基づく選抜眼で, 古くから数多くの品種を作出してきた。中でも 270 年近く続いた江戸時代には, 武士や庶民が落ち着いて日々の暮らしを楽しむことができ, また花好きの権力者の存在もあり, 各地において競い合って花を愛でる文化も生まれた。江戸時代には人工交配の知識がなかったにも関わらず数多くの品種が生み出されているが, その背景には, 熱狂的な趣味家(コレクター)と育種家が存在したことや, 参勤交代で日本各地から江戸に集められた個体が大名屋敷や植木屋で, また長崎・平戸・薩摩などにもたらされた大陸・台湾・琉球の植物が武家屋敷の庭などで日本の植物と偶発的に交雑するなど, 各地の植物が限られた場所に集められたことが新品種を生む素地となったと考えられる。菊, 花菖蒲, 撫子, 椿, 芍薬, 桜草, 朝顔など(ここでは漢字で表記した)では, 江戸からもたらされた品種群をもとに京都・大阪, 伊勢・松阪, 奥州, 肥後など各地域の文化的背景に基づいた独自の品種群が生まれている(森ほか 2011; 田中 2012)。なお,

*明治大学農学部 (Takashi Handa)

**明治大学知財戦略機構 (Sho Yamamoto)

明治以降における日本原産花卉の輸出や育種については、文献(柴田 2016; 近藤・平野 2017; 椎野 2017)を参照されたい。

2. 園芸品種群と園芸文化の保存・継承について

日本に自生する野生種の保護・保全については、環境省、農林水産省、文部科学省、地方自治体、植物園、各地の民間団体などが取り組んでおり、国立公園・特別保護地域の指定、自生地外保全事業など、各種法整備や予算化もおこなわれ、いわゆる「レッドデータブック」(環境庁 2014)を始め多くの文献があるので、ここでは園芸品種化された花卉遺伝資源やそれに付随する園芸文化について、その保存や継承の重要性について述べたい。

鎖国の中で江戸を訪ねたイギリス人のフォーチュンが庶民まで楽しむ花卉園芸文化を称賛し、ドイツ人のシーボルトが様々な日本原産の花卉を欧州に導入して普及させたのは有名な話だが、他にも多くのプラントハンターが日本の花卉遺伝資源を採取し、欧米に持ち帰っている(白幡 1994)。西洋における花の品種改良では、バラやスイセンで典型的なように、種間交配をもとに、より大きくて見栄えのする鮮やかな花色や、八重咲き・房咲きの花形など、はっきりと目立つ美しさに主な価値をおくものに対して、日本ではサクラソウやハナショウブの様に単一種の野生種に発生した変異の中から、淡色、小型、一重など、自然観を映した品種が多くみられる。また、色や形の微妙な違いを求め、斑入りや奇形にも価値を見出している。さらには、観賞するための仕立て方や飾り方の様式化や、そのための道具や環境作りにも細やかな技術や配慮がなされ、華道、菊作り、盆栽、サクラソウ花壇、観賞用の鉢など多くの花卉園芸文化や園芸用品が発展している。すなわち、日本で育成され発達してきた花卉園芸品種群と花卉園芸文化は、日本人の美意識、文化、育種・栽培技術などを集大成した、有形無形の貴重な文化遺産とも言える。

サクラソウの遺伝子解析の結果からは、現在の自生地野生個体ではすでに見出せなくなってしまう遺伝子型が、江戸時代に作出された品種に受け継がれていることも明らかにされている(Honjo ほか 2008)。すなわち、遺伝的多様性の維持は野生植物だけでなく、古くから受け継がれてきた園芸品種群

にも当てはまる。一度失ってしまった品種を再び蘇らせるのは、不可能あるいは極めてコストと時間のかかる作業となる。一部の花卉園芸品種群は、農林水産省の農業生物資源ジーンバンク事業、文部科学省のナショナルバイオリソースプロジェクト、大学や植物園のコレクションなどで保存されているが、他の農作物と比べて膨大な種・品種数が存在する花卉園芸植物の収集と保存を、これら公的事業や組織のみで担うのは、資金難、組織改編、人員削減、人材不足などの理由から厳しい状況にある。このため、花卉園芸植物品種群を保存するには、一般企業や各地域の市民参加型での取り組みが今後より重要となる。例えば、大正から昭和にかけて宮澤文吾氏を中心に海外輸出作物として、ハナショウブ、ボタン、シャクヤク、ツツジなどで大船系統と称される独自の品種群を作出した歴史を持つ神奈川県立フラワーセンター大船植物園(旧神奈川県農事試験場)(椎野 2017)は、2018年に指定管理者制度によって日比谷花壇大船フラワーセンターとして新たなスタートを切った。また、江戸時代の花愛好家の集まりである「連」を母体として始まった各地の古典園芸植物愛好会には、構成員の減少や高齢化と共にその存続や品種群の維持が危ぶまれている会も少なくない。そこで、趣味家に限らずより広く一般市民の参加で貴重な園芸品種群の保存を行う仕組みを構築した例として、筑波大学とつくば市のNPO法人つくばアーバンガーデニングが2005年に立ち上げた「さくらそう里親の会」がある(吉田ほか 2015)。この会では、一般市民が一人数品種を登録管理する里親制度を設け、サクラソウ約300品種を専門家の指導下で毎年栄養繁殖して各家庭で管理し、開花期間には(独)国立科学博物館筑波実験植物園(つくば植物園)で展示することで花卉遺伝資源保存の重要性を社会啓蒙している。

英国には、「ナショナルコレクション」という栽培植物の保存・増殖・記録組織が民間団体によって設立され、園芸品種も含め植物の種類ごとに保全活動をおこなっている国内各地の団体を認定している。日本でも日本植物園協会による日本版ナショナルコレクション制度(倉重 2015)が2017年に開始され、園芸品種群の組織的な登録認定制度が始まった。今後は、生きている遺伝資源である花卉園芸品種群と、それに付随する日本の花卉園芸文化が、美術

館や博物館同様に文化事業として広く社会に認知され、より永続的に後世に受け継がれていくことが望まれる。

ソウ園芸品種の保存と普及活動. 筑波大学技術報告 36 : 5-8.

文献

日高敏隆・白幡洋三郎編 2007. 人はなぜ花を愛でるのか. 八坂書房. 東京.
 Honjo, M., T. Handa, Y. Tsumura, I. Washitani and R. Ohsawa 2008. Origins of traditional cultivars of *Primula sieboldii* revealed by nuclear microsatellite and chloroplast DNA variations. *Breed. Sci.* 58: 347-354.
 環境庁編 2014. レッドデータブック 2014—日本の絶滅のおそれのある野生生物—8 植物 I (維管束植物). ぎょうせい. 東京.
 加藤雅啓・海老原淳編 2011. 日本の固有植物. 東海大学出版. 神奈川.
 近藤三雄・平野正裕 2017. 絵図と写真でたどる明治の園芸と緑化. 誠文堂新光社. 東京.
 倉重祐二. 2015. 有用植物を保全する—日本版ナショナルコレクション構想—. 日本植物園協会誌 50 : 68-73.
 森 敬紘・練 春蘭・大澤 良・田淵俊人・半田 高 2011. SSR 解析によるハナショウブ園芸品種群とノハナショウブ野生集団との関係について. 園芸学研究 10 (別 1) : 209.
 柴田道夫編 2016. 花の品種改良の日本史. 悠書館. 東京.
 椎野昌宏 2017. 日本園芸界のパイオニアたち. 淡交社. 京都.
 白幡洋三郎 1994. プラントハンター. 講談社. 東京.
 田中孝幸 2012. 園芸と文化. 熊本日日新聞社. 熊本.
 吉田勝弘・伊藤百世・水田大輝・大澤 良 2015. サクラ

日本原産の常緑性ツツジについて

1. 日本に自生する常緑性ツツジ

ツツジ属 (*Rhododendron*) は約 1,000 種からなるツツジ科最大の属であり、主として北半球の広域に分布し、日本には約 50 種が自生している。ツツジ属内の分類は研究者により見解が異なり、日本では Yamazaki (1996) の分類体系が一般的に用いられてきた。Yamazaki はツツジ属を 9 亜属に大別し、このうち常緑性ツツジ (半常緑性含む) としてはツツジ亜属を設け、ツツジ亜属内をさらに 2 節 3 亜節 4 列に分類した。ツツジ亜属内 2 節のうちのツツジ節 (現在はヤマツツジ節) 植物には、分布域が広いヤマツツジ (*R. kaempferi* var. *kaempferi* Planch.) や本州中部と屋久島に自生するサツキ (*R. indicum* Sweet) など比較的小さな花をつけるサツキ亜節 10 種と、主に南西諸島や西日本に自生するケラマツツジ (*R. scabrum* var. *scabrum* G. Don), モチツツジ (*R. macrosepalum* Maxim.), キシツツジ (*R. ripense* Makino) など比較的大きな花をつけるケラマツツジ

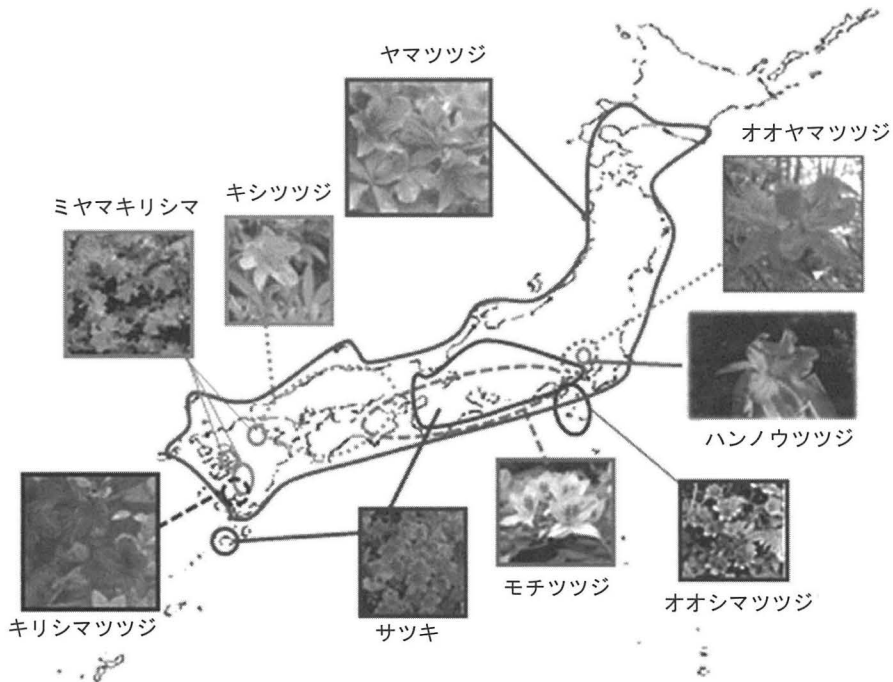


図 1 本稿で取り上げた常緑性ツツジの分布

節6種の計16種が日本に自生している(表1)。

ヤマツツジ節植物は節内での種間交雑が比較的容易であることから、多くの常緑性ツツジ園芸品種群を生み出してきた。しかし、野生種として記載されているヤマツツジ節植物の中には、その形態的特徴や自生地の状況から雑種起源の可能性が指摘されている種や分類が未確定な種も存在する。特に日本列島に広く分布しているヤマツツジの仲間には、本種から分化したと考えられる種・変種との浸透交

雑や、ヤマツツジ節植物から園芸品種化された個体との交雑によって生じたと考えられるものもあり、これらも含め常緑性ツツジ園芸品種群の重要な遺伝資源となっている。

本稿では、ヤマツツジ節サツキ亜節ヤマツツジ列に分類されるキリシマツツジ、オオヤマツツジ、ハンノウツツジを例に、自生地での野生種同士の浸透交雑や園芸品種群との交雑で生じたと考えられる種と、その園芸品種化について紹介する(図1)。

表1 日本のツツジ属植物の分類

属	亜属	節	亜節	列	種	学名
ツツジ	ゲンカイツツジ				エゾムラサキツツジ	<i>R. dauricum</i> L.
					カラムラサキツツジ	<i>R. mucronulatum</i> Turcz.
	ヒカゲツツジ	ヒカゲツツジ		ヒカゲツツジ	ヒカゲツツジ	<i>R. keiskei</i> Miq.
				サカイツツジ	サカイツツジ	<i>R. lapponicum</i> L.
	セイシカ	セイシカ			セイシカ	<i>R. latoucheae</i> Fr.
	パイカツツジ	トキワパイカツツジ			トキワパイカツツジ	<i>R. uwaense</i> Hara & Yamanaka
		パイカツツジ			パイカツツジ	<i>R. semibarbatum</i> Maxim.
	ツツジ	ツツジ	ケラマツツジ	ケラマツツジ	ムニンツツジ	<i>R. boninense</i> Nakai
					サキシマツツジ	<i>R. amanoi</i> Ohwi
					ケラマツツジ	<i>R. scabrum</i> G. Don
					モチツツジ	<i>R. macrosepalum</i> Maxim.
					キシツツジ	<i>R. ripense</i> Makino
					チョウセンヤマツツジ	<i>R. yedoense</i> Maxim.
			サツキ	サツキ	マルバサツキ	<i>R. eriocarpum</i> (Hayata) Nakai
					サツキ	<i>R. indicum</i> (L.) Sweet
				ヤマツツジ	トウヤマツツジ	<i>R. simsii</i> Planch.
					オオヤマツツジ	<i>R. transiens</i> Nakai
					アシタカツツジ	<i>R. komiyamae</i> Makino
					キリシマツツジ	<i>R. obtusum</i> (Lindl.) Planch.
					ヤマツツジ	<i>R. kaempferi</i> Planch.
					フジツツジ	<i>R. tosaense</i> Makino
					ミヤマキリシマ	<i>R. kiusianum</i> Makino
				ウンゼンツツジ	ウンゼンツツジ	<i>R. serpyllifolium</i> (A. Gray) Miquel
					コメツツジ	<i>R. tschonokii</i> Maxim.
ミツバツツジ		コメツツジ			クロフネツツジ	<i>R. schlippenbachii</i> Maxim.
		クロフネツツジ			シロヤシオ	<i>R. quinquefolium</i> Bisset & Moore
		シロヤシオ			サクラツツジ	<i>R. tashiroi</i> Maxim
		ミツバツツジ			オンツツジ	<i>R. weyrichii</i> Maxim.
					ジンゲウツツジ	<i>R. sanctum</i> Nakai
					アマギミツバツツジ	<i>R. amagianum</i> Makino
				ミツバツツジ	ミツバツツジ	<i>R. dilatatum</i> Miq.
					ウラジロミツバツツジ	<i>R. osuzuyamense</i> Yamazaki
					タカクマミツバツツジ	<i>R. viscostylum</i> Nakai
					アマクサミツバツツジ	<i>R. amakusaense</i> (Yamaz.) Yamazaki
					ヒュウガミツバツツジ	<i>R. hyugaense</i> (Yamaz.) Yamazaki
				トウゴクミツバツツジ	トウゴクミツバツツジ	<i>R. wadanum</i> Makino
			サイゴクミツバツツジ		ダイセンミツバツツジ	<i>R. lagopus</i> Nakai
					ツルギミツバツツジ	<i>R. tsurugisanense</i> (Yamaz.) Yamazaki
					サイゴクミツバツツジ	<i>R. nudipes</i> Nakai
					ヤクシマミツバツツジ	<i>R. yakumontanum</i> (Yamaz.) Yamazaki
				コバノミツバツツジ	コバノミツバツツジ	<i>R. reticulatum</i> D. Don
				キヨスミミツバツツジ	ナンゴクミツバツツジ	<i>R. mayebarae</i> Nakai & Hara
					キヨスミミツバツツジ	<i>R. kiyosumense</i> Makino
					レンゲツツジ	<i>R. japonicum</i> (A. Gray) Suringer
	レンゲツツジ	レンゲツツジ			ムラサキヤシオツツジ	<i>R. albrechtii</i> Maxim.
		ムラサキヤシオツツジ			オオバツツジ	<i>R. nipponicum</i> Matsumura
	オオバツツジ				ツクシアケボノツツジ	<i>R. pentaphyllum</i> Maxim.
	アケボノツツジ				ヤクシマヤクナゲ	<i>R. yakusimanum</i> Nakai
	シャクナゲ	シャクナゲ		シャクナゲ	ツクシヤクナゲ	<i>R. japonoheptamerum</i> Kitamura
					アズマシャクナゲ	<i>R. degronianum</i> Carr.
					エンシュウヤクナゲ	<i>R. makinoi</i> Tagg ex Nakai
				ハクサンシャクナゲ	ハクサンシャクナゲ	<i>R. brachycarpum</i> D. Don
					キバナシャクナゲ	<i>R. aureum</i> Georgi

Yamazaki (1996) から作成。

2. キリシマツツジ (*R. obtusum* Planch.)

キリシマツツジは九州南部の霧島山系、大隅地方、薩摩半島に自生する野生種である。葉は小型でやや厚く、楕円形か広楕円形で先がやや丸く、光沢があり、花も小型（約3cm）で、紅紫色から白色まで多くの花色がある。花色の多様な変異が特徴のキリシマツツジ集団は、過去にはヤマツツジの変種として取り扱われたこともあったが、形態や色素分析や訪花昆虫の種類によって九州の低山域に自生するヤマツツジと火山帯山頂付近に自生するミヤマキリシマ (*R. kiusianum* Makino) との自然雑種起源と推定された（宮島ら 1995；横川・堀田 1995）。その後、葉緑体 DNA の PCR-RFLP 分析（Kobayashi ら 2007）と核 DNA の AFLP 分析・SSR 分析（上野ら 2004；半田ら 2008）により、ミヤマキリシマ、ヤマツツジ、キリシマツツジの九州各山系野生集団の遺伝的多様性と浸透交雑の詳細や、これら野生集団と園芸品種群との遺伝的關係が明らかになった。なお、同じ九州の高隈山系に自生するサタツツジ (*R. sataense* Nakai and Bull.) はキリシマツツジとの区別が難しいことから、Yamazaki (1996) はキリシマツツジの異名同種としているが、サタツツジとキリシマツツジとの花卉内フラボノール構成が違っていた（Miyajima ら 1997）ことから、サタツツジの由来はキリシマツツジとは異なることも指摘されている。

キリシマツツジは園芸品種群「江戸キリシマ」（以下、園芸品種群を「」で記す）を生み出した直接の野生種遺伝資源であり、また「クルメツツジ」の交配親の1つともされている。また、キリシマツツジの園芸品種は、江戸時代に出版された園芸書『花壇綱目』（1681年）やツツジ類の図入り解説書『錦繡枕』（1692年）にも記載されており、群馬県館林市の館林つつじが岡公園には江戸時代に植栽された樹齢数百年とも推定される巨木が見事な景観を作っている。「江戸キリシマ」の中でも初期に品種化された‘本霧島’は、多花性で濃朱赤色という優れた形質を持つことから日本各地で栽培され、北前船の中継地であった能登地方などでは現在も古木が民家の庭で大切に管理されている（倉重・小林 2009）。

3. オオヤマツツジ (*R. transiens* Nakai)

オオヤマツツジは関東地方から静岡・長野の明るい低山林縁のヤマツツジ群生の中に点在して発見されてきたが、近年の住宅開発などにより野生のオオヤマツツジはほとんど見られなくなっており（山崎ら 1979）、レッドデータブック記載状況は、神奈川県では絶滅、埼玉県では絶滅危惧 IB 類、静岡県では絶滅危惧 II 類としてランクづけされ、栃木県・長野県は情報不足という現状である。半常緑性の高さ1~3mの低木で、花期は4~5月、花は淡紅紫色で上花卉に紅紫色の斑点がある。花冠径は5~6cmと大輪で萼片は卵型で先が尖り、雄しべは7~10本と不定である。春葉は楕円形で先がやや尖り、裏面上に剛毛がある。

オオヤマツツジの品種には前述の『錦繡枕』にも記載されている‘飛鳥川’をはじめ江戸時代からのものが多数あり、館林つつじが岡公園には園芸品種群の古木が植栽管理されている。背軸側表皮面の形態的特性とアイソザイム分析によって、オオヤマツツジの園芸品種にはケラマツツジ亜節の遺伝的影響を受けている品種があることが示唆された（岡本・須藤 2000）。そこで、宮野ら（2012）は現存するオオヤマツツジ野生種についても検証した結果、オオヤマツツジは葉の気孔密度でヤマツツジとケラマツツジ亜節2種（モチツツジ、キシツツジ）との中間的数値を示し、また14形態形質を主成分分析とクラスター分析した結果も、オオヤマツツジはヤマツツジとケラマツツジ亜節2種との中間的特徴を持つことを示した。さらに、核DNAのSSR分析の結果、オオヤマツツジは野生種と園芸品種の両方で雑種性が認められ、特にケラマツツジ亜節野生種のキシツツジならびにキシツツジ由来の園芸品種群「リュウキュウツツジ」と近い遺伝子型を持つことが明らかとなった（図2）。オオヤマツツジの分布域が関東地方・静岡県近辺に限定されていることから、キシツツジの自生地が中国・四国地方にのみであることから、キシツツジが直接オオヤマツツジの成立に関与したとは考えにくい。一方、「リュウキュウツツジ」は前述の園芸本『錦繡枕』にも記載されており、江戸時代から庭園樹として江戸にもたらされ、広く一般に植栽されてきた。オオヤマツツジが里山の様な低山域でヤマツツジ集団と共にスポット的に少ない個体数で確認されてきたことを考えると、オオヤマツツジの起源は種子親を野生

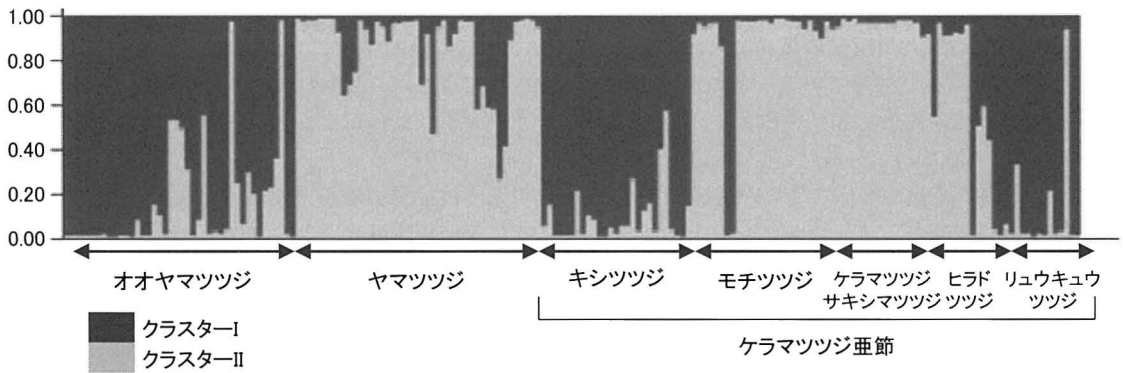


図2 核 DNA の SSR 分析 (ストラクチャー解析) によるクラスター分配確率

種のヤマツツジ, 花粉親を「リュウキュウツツジ」として成立し, その後ヤマツツジとの戻し交雑によりヤマツツジ集団の中に遺伝子移入してきたと考えられる。

4. ハンノウツツジ (*R. × hannoense* Nakai)

ハンノウツツジは埼玉県飯能市天覧山で発見・命名されたが, 野生個体は自生地ですでに絶滅してしまったとされており, 現在は植栽野生株のみが残されている。ヤマツツジと比べると葉は小さく, 広披針形で先端がとがり, 表面に光沢があるが, 同様な形態を持つサツキに比べると葉幅が広い。若枝や花柄には伏した剛毛が密生する。花は4~5cm径で, 上唇に濃色の斑点を持つ朱紅色である。雄しべは5本で葯色は紫色である。また, 開花期はヤマツツジより遅くサツキより早いため, ハンノウツツジはサツキとヤマツツジの自然交雑種の可能性が指摘されてきた (山崎ら 1979)。

園芸品種には「関守」, 「小町牡丹」, 「豊後四季」が含まれる「関守性」, 「乙女錦」, 「乙女桂」, 「紫玉の桂」, 「姫桂」, 「里錦」が含まれる「乙女性」, 「天城紅長寿」が含まれる「見染性」など形態形質で分けられた複数の系統が存在し, 花色も多様であることから, サツキ栽培品種や他のヤマツツジ列植物との交雑や, ヤマツツジからの変異で生じた可能性も考えられた。そこで, 小岩井ら (2014) は形態調査や核 DNA の SSR 分析によりハンノウツツジの野生種保存個体や園芸品種群についてその雑種性を検証した結果, サツキとの雑種性を示すものと示さないものが存在していたことから, その成立過程は一

様ではないことが示唆された。ハンノウツツジの発見地である埼玉県飯能市におけるサツキ野生種の自生は過去にも確認されていないことから, サツキの影響が認められたものはサツキ園芸品種との交雑から生じた可能性が高い。また, 園芸品種群のうち「乙女性」系統は, 葉緑体 DNA の PCR-RFLP 分析の結果からもキシツツジの遺伝的影響が確認された。本系統は, 栃木県真岡市の民家で発見されており, オオヤマツツジと同様にキシツツジ由来の「リュウキュウツツジ」との交雑由来で成立した可能性が考えられる。

5. 常緑性ツツジの保全と利用のこれから

以上のようにヤマツツジ節内の植物同士は比較的生殖的隔離が低いため, 開花期が重なった場合には容易に雑種形成をする可能性がある。キリシマツツジの例では, 野生種同士での自然交雑の結果, 雑種集団に花色や花形などに様々な変異が生じて, これが重要な常緑性ツツジ園芸品種群の遺伝資源として利用されてきた。Yamazaki (1996) によると, 静岡県や滋賀県で見られるミヤコツツジ (*R. × tectum* Koidzumi) はヤマツツジとモチツツジの自然交雑種, 四国西部や山陽地方に見られるサンヨウツツジ (*R. × komatsui* Yamazaki) はヤマツツジとキシツツジの自然交雑種, 愛知県鳳来寺山の北部 (宇連) に自生しているウレンツツジ (*R. × enomotoi* Yamazaki) はモチツツジとサツキの自然交雑種とされている。また, ヤマツツジ列の野生種としては, 上記のミヤマキリシマ, キリシマツツジ, オオヤマツツジ以外にも静岡県の愛鷹山と天子ヶ岳周辺に

自生するアシタカツツジ (*R. komiyamae* Makino) と宮崎・四国地方に自生するフジツツジ (*R. tosaense* Makino) が記載されており、さらにヤマツツジの変種としては、伊豆大島と伊豆半島に自生するオオシマツツジ (var. *macrogemma* Nakai), 愛知県に自生するミカワヤマツツジ (var. *mikawanum* (Makino) Yamazaki), 中国地方に自生するヒメヤマツツジ (var. *tubiflorum* Komatsu), 五島列島・甌島・種子島に自生するサイカイツツジ (var. *saikaiense* Yamazaki) が記載されているが、これら自然交雑種や変種のほとんどは成立過程が不明で、育種素材としても未利用である。

また、一般に日本原産の常緑性ツツジは酸性土壌を好み、アルカリ性土壌では鉄欠乏の生理障害を生じるが、その程度は種や品種によって異なることが報告されており、アルカリ耐性があるものについては今後の育種素材としての可能性が期待されている (Demasi ら 2017)。

江戸時代から園芸的に利用されてきた日本の常緑性ツツジは、オオヤマツツジやハンノウツツジのように、ヤマツツジの自生地である低山域の里山などで園芸品種群と交雑することで偶発的に生じた個体が野生種として認識され、また園芸品種群として扱われてきたと考えられるが、このような例は他にもあるのではないかと予想している。自生している野生種のツツジに、植栽された園芸品種が交雑して遺伝子浸透が起こっている例としては、伊豆大島のオオシマツツジと「オオキリシマ」の品種「大紫」との間で浸透交雑したと思われる中間的な形態形質を示す個体が確認されている (倉本 1986)。

長い年月を経て各地域の環境に適応して成立した野生種集団の遺伝的多様性を確保することは、その地域の生態系の維持に重要なだけでなく、将来の育種素材となる遺伝資源の保全でもある。一部の植物では種苗移動や緑化する際のガイドライン (津村・陶山 2015; 小林・倉本 2006) があるが、街路樹や庭園樹として大量に植栽される常緑性ツツジにおいても、野生種自生地域に植栽する際には交雑可能な園芸品種を避ける、開花期が重ならないようにする、花粉稔性や結実率の低い品種や雄しべが花弁化した八重咲き品種を用いるなどの配慮や対策が考えられる。

文献

- Demasi, S., M. Caser, T. Handa, N. Kobayashi, S. de Pascale and V. Scariot 2017. Adaptation to iron deficiency and high pH in evergreen azaleas (*Rhododendron* spp.): potential resources for breeding. *Euphytica* 213: 148 (pp.15).
- 半田 高・宮脇実桜・大戸正行・小林伸雄・Jan De Riek 2008. 江戸キリシマ園芸品種および霧島山系野生ツツジ集団の SSR 解析による分析. 園芸学研究 7 (別 1): 397.
- Kobayashi, N., T. Handa, I. Miyajima, K. Arisumi and K. Takayanagi 2007. Introgressive hybridisation between *Rhododendron kiusianum* and *R. kaempferi* (Ericaceae) in Kyushu, Japan based on chloroplast DNA markers. *Edinb. J. Botany* 64(3): 283-293.
- 小林達明・倉本 宣編 2006. 生物多様性緑化ハンドブック. 地人書館. 東京.
- 小岩井和起・飯塚絵美子・倉重祐二・小林伸雄・半田 高 2014. 形態形質および SSR マーカーによるアシタカツツジ成立起源の解明. 園芸学研究 13 (別 2): 256.
- 倉本 宣 1986. 伊豆大島におけるオオシマツツジの保全. 人間と環境 12 (2): 16-23.
- 倉重祐二・小林伸雄. 2009. 石川県能登地方に分布する江戸キリシマ系ツツジの古木群について. 園芸学研究 8 (3): 267-271.
- 宮島郁夫・上本俊平・坂田祐介・有隅健一 1995. 雲仙山系のミヤマキリシマ (*Rhododendron kiusianum* Makino) とヤマツツジ (*R. kaempferi* Planch.) における花器の形態と花色素の変異. 園芸学会雑誌 64 (2): 393-399.
- Miyajima, I., S. Uemoto, Y. Sakata and K. Arisumi 1997. Morphology and flower pigments of wild evergreen azaleas (*Rhododendron sataense* Nakai) in southern Kyushu. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 66(2): 385-391.
- 宮野美紀・中山麻子・倉重祐二・半田 高 2012. 形態調査と SSR 解析によるオオヤマツツジの成立起源の解明. 園芸学研究 11 (別 1): 193.
- 岡本章秀・須藤憲一. 2000. オオヤマツツジ品種の葉の背軸側表皮面の特性およびアスパラギン酸アミノトランスフェラーゼアインザイム. 園芸学会雑誌 69 (別 2): 202.
- 津村義彦・陶山佳久編. 2015. 「地図でわかる樹木の種苗移動ガイドライン」. 文一総合出版. 東京.
- 上野真依・倉重祐二・遊川知久・半田 高 2004. 日本産常緑性ツツジ園芸品種群成立に関わるツツジ属ツツジ亜属野生種の AFLP マーカーによる系統解析. 園芸学会雑誌 73 (別 2): 555.
- 山崎 敬・熊倉 弘・船越桂市・野沢邦之助 1979. 日本の園芸ツツジ. 誠文堂新光社. 東京.
- Yamazaki, T. 1996. A revision of the genus *Rhododendron* in Japan, Taiwan, Korea and Sakhalin. Tsumura Laboratory. Tokyo.
- 横川水城・堀田 満 1995. 西南日本の植物雑記Ⅲ. 霧島山系におけるミヤマキリシマ, キリシマツツジ, ヤマツツジ諸集団の形質変異. 植物地理・分類研究 46 (2): 165-183.

日本原産のユリについて

1. 日本に自生するユリ

ユリ属 (*Lilium*) は *Martagon*, *Pseudolirium*, *Archelirion*, *Sinomartagon*, *Daurolirion*, *Liriotypus*, *Leucolirion* の 7 節 130 種からなるとされているが (Comber 1949; Lighty 1968; 清水 1987), 近年でも新種が見つかったため, 正確な分類や種数は定まっていない。

日本国内に自生するユリ属 (表 1) は, *Martagon* 節のクルマユリ (*L. medeoloides* A. Gray), *Archelirion* 節のカノコユリ (*L. speciosum* Thunb.), ヤマユリ (*L. auratum* Lindl.), ササユリ (*L. japonicum* Thunb.), ヒメサユリ (*L. rubellum* Baker), ウケユリ (*L. alexandrae* hort. Wallace), タモトユリ (*L. nobilissimum* Makino), *Sinomartagon* 節のオニユリ (*L. lancifolium* Thunb.), コオニユリ (*L. leichtlinii* var. *maximowiczii* Baker), ヒメユリ (*L. concolor* Salisb.), スゲユリ (*L. callosum* Sieb. et Zucc.), *Leucolirion* 節のテッポウユリ (*L. longiflorum* Thunb.), *Daurolirion* 節のエゾスカシユリ (*L. dauricum* Ker-Gawl.), スカシユリ (*L. maculatum* Thunb.) の計 5 節 14 種とそれらの変種である (Comber 1949; Nishikawa et al. 1999; 清水 1971, 1987)。

これら 14 種のうち日本固有種は, カノコユリを除く *Archelirion* 節 5 種とスカシユリの計 6 種であることから, *Archelirion* 節は日本で分化した節と考え

られる。主な *Archelirion* 節植物の分布を図 1 に示した。本節の花は, 花色が白色~桃色, 赤色で, 他節よりも大輪の種が多く, また強い香りがあることが特徴である。このため, 本節のユリは観賞価値が高く, 古くから国外でも注目され, 栽培・育種がなされてきた。本節の各種を交配して作出した園芸品種群である「オリエンタルハイブリッド」は切り花および鉢花で多く利用されており, 代表的品種に「カサブランカ」がある, (今西 2006; 清水 1987)。

2. ユリ野生種の保全と利用の現状

日本国内に自生するユリ属の野生種は海岸沿い, 岩場, 平地, 高原, 草地など種ごとに様々な環境に自生している (清水 1987)。ユリ属は野生種も観賞価値が高く, 自生地においては, 野生個体を保護, 管理し観光資源としても用いられる場合も多い。しかし, 近年ヤマユリやササユリなどではイノシシやシカなどの動物による食害が増えており, 自生集団が減少している。また, ササユリ, ヒメサユリ, ヤマユリは管理された里山では開花する個体数が多いが, 現在では放棄された里山が増えており, そのような環境では開花に至らず休眠することが指摘されている (内川 2010)。

ユリ属植物は花が目立ち観賞価値が高いことから野生集団の保護活動もされているが, その一方で園芸的に流通している個体の自生地への植え戻しが行なわれやすく, またヤマユリやオニユリの球根

表 1 日本のユリ属植物の分類

属	節	亜節	種	学名
<i>Lilium</i> (ユリ)	<i>Martagon</i>		クルマユリ	<i>L. medeoloides</i> A. Gray
			カノコユリ	<i>L. speciosum</i> Thunb.
	<i>Archelirion</i>		ヤマユリ	<i>L. auratum</i> Lindl.
			ササユリ	<i>L. japonicum</i> Thunb.
			ヒメサユリ	<i>L. rubellum</i> Baker
			ウケユリ	<i>L. alexandrae</i> hort. Wallace
			タモトユリ	<i>L. nobilissimum</i> Makino
			オニユリ	<i>L. lancifolium</i> Thunb.
	<i>Sinomartagon</i>	5a	コオニユリ	<i>L. leichtlinii</i> var. <i>maximowiczii</i> Baker
		5b	ヒメユリ	<i>L. concolor</i> Salisb.
		5b	スゲユリ	<i>L. callosum</i> Sieb. et Zucc.
			テッポウユリ	<i>L. longiflorum</i> Thunb.
	<i>Leucolirion</i>	6b	エゾスカシユリ	<i>L. dauricum</i> Ker-Gawl.
	<i>Daurolirion</i>		スカシユリ	<i>L. maculatum</i> Thunb.

Comber (1949), Nishikawa (1999).

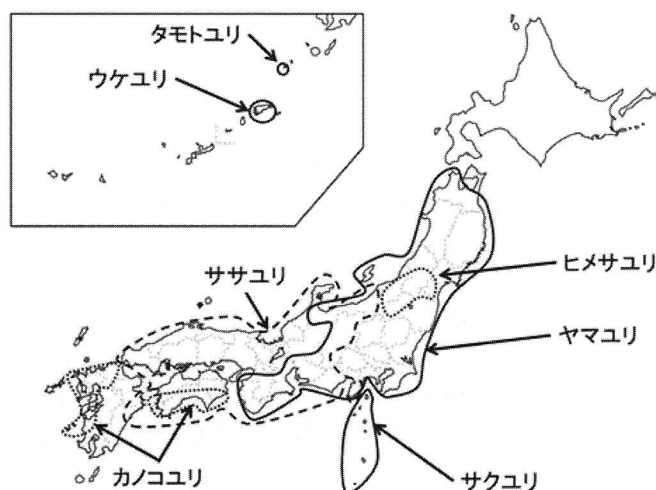


図1 日本に自生する主な *Archelirion* 節植物の分布図 (清水 1987)

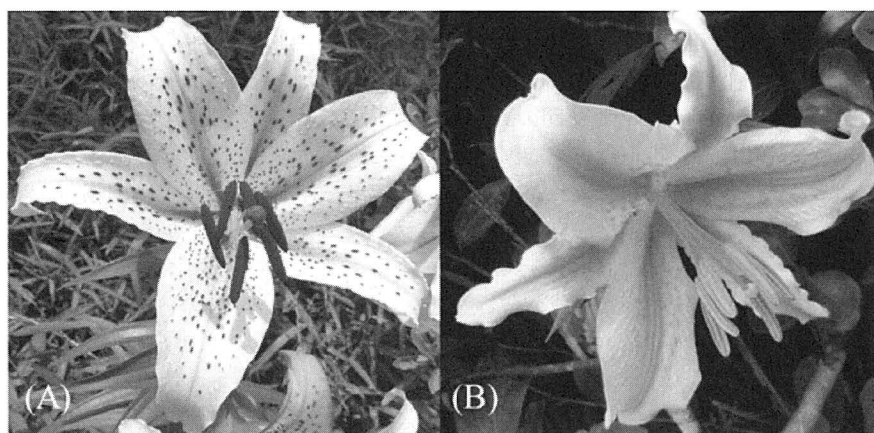


図2 ヤマユリ (A) とサクユリ (B) の花

は古くから食用として利用されているため、自生地外への移植による人為的影響を受けていることも考えられる。保全上問題になる点として、異なる自生地由来の個体や球根で栄養繁殖したクローンを植え戻しに使う事や、自生地近くに植栽された「オリエンタルハイブリッド」が野生種と交雑することで遺伝子攪乱を起こす可能性も懸念される。

重要な日本の花卉遺伝資源である *Archelirion* 節のユリについて、国内の野生集団内での遺伝的多様性は不明な点が多く、野生集団の多様性は未解明であった。本稿では *Archelirion* 節植物のうち、日本固有種であるヤマユリとその変種であるサクユリ (*L. auratum* var. *platyphyllum*) の遺伝的関係性

(Yamamoto et al. 2017), ならびに伊豆半島におけるヤマユリ、ササユリとその自然交雑種のイズユリについて (Yamamoto et al. 2018), 著者の研究でこれまで明らかになったことを紹介する。

3. サクユリ

ヤマユリは本州東部を中心に自生し、花は白色の花被に黄色の中央脈と赤褐色の斑点をもつ草丈 1m 以上になる大型のユリである (図2, A)。サクユリはヤマユリの変種とされ、伊豆大島から青ヶ島まで自生する伊豆諸島固有種である。ヤマユリに似るが、植物体はヤマユリよりも大型で、花径は 30cm 近くになりユリ属で最大である (図2, B)。またサクユ

りの多くは花被の斑点が黄色で目立たないことがヤマユリと異なるとされる。サクユリは富士箱根伊豆国立公園特別地域内指定植物とされ、東京都レッドデータブックでは絶滅危惧 II 類として記載されている。

清水 (1971, 1987) は川崎倫一氏の意見を受けて伊豆諸島の赤色斑点をもつサクユリは伊豆半島のヤマユリの花粉をつけた昆虫が伊豆大島に飛来し、サクユリとの交雑が起きた結果であると推察していた。しかしながらこの仮説の正否は不明であった。そこで、筆者らはサクユリの自生地に近い地域の本州のヤマユリと形態的および遺伝的に違いがあるかを調べた。また、サクユリが各島間で形態的および遺伝的にどのように異なっているかについても明らかにすることを目的とした。

サクユリとヤマユリの開花期に、ヤマユリは千葉県1集団、神奈川県3集団、伊豆半島3集団の計7集団を調査した。サクユリは伊豆大島、利島、神津島、三宅島、御蔵島、青ヶ島の6島各1集団の計6集団で調査した。ユリの花は外花被と内花被それぞれ3枚ずつの計6枚からなるため、花では外花被と内花被それぞれについて、長さおよび幅、ならびに赤色と黄色の斑点数の8形質を調べ、葉では葉長と葉幅の2形質を測定し、計10形質を用いた主成分分析を行った。その結果、まずサクユリとヤマユリの2

種間で比較すると、本州に自生するヤマユリは花被に赤色斑点のみを持ち、伊豆諸島のサクユリは赤色と黄色の斑点を両方あるいは黄色のみ持つ個体が自生していた。また、伊豆諸島のサクユリ集団は赤色斑点数が本州集団よりも少なく、青ヶ島集団は花被に黄色斑点のみをもっていた。10形質を用いた主成分分析の散布図から、サクユリとヤマユリはほぼ明確に分けることができた (図3)。

次に、ヤマユリとサクユリの各集団で遺伝的な差があるか核DNAのSSR (Simple Sequence Repeat) 分析で検討した。SSR分析はDNA塩基配列中の繰り返し配列を比較する方法である。各個体から抽出した核DNAをもとにユリ属用に開発された核SSRプライマーでPCR増幅し、集団間の遺伝的多様性と関係性を調べた。ヤマユリとサクユリの遺伝的關係には、近隣接合法を用いたクラスター分析とストラクチャー解析を、集団間の遺伝的分化には *Fst* 値の算出をおこなった。その結果、クラスター分析の系統樹ではサクユリとヤマユリの集団は明確に分かれ、サクユリ集団内では伊豆大島と利島は同じクラスターとなり、三宅島、御蔵島、青ヶ島は別のクラスターを形成した。同様に、ストラクチャー解析 ($K=2$) の結果も、ヤマユリはクラスターI、サクユリはクラスターIIの分配確率が高くなり、両種は明確に分かれた。また *Fst* 値からは、サクユリの多

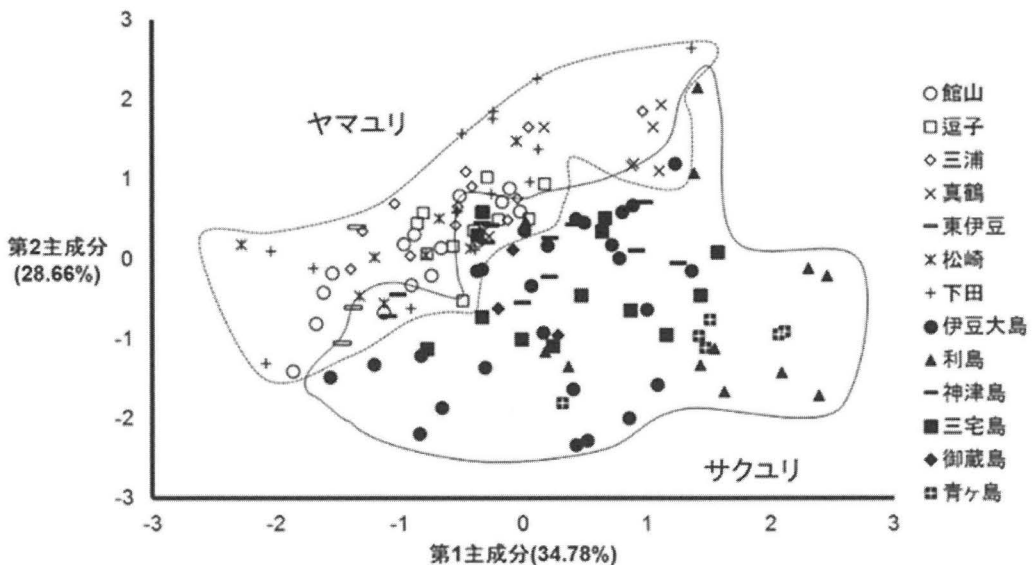


図3 ヤマユリとサクユリの形態における主成分分析の第1および第2主成分の散布図

くの集団間で高い遺伝的分化がある事を明らかにした。

今回の解析結果は伊豆半島のヤマユリから伊豆大島へ遺伝子移入があり、その結果サクユリでは赤褐色斑点をもつ個体ができたという仮説とは異なり、伊豆半島と伊豆大島の間での遺伝子移入はないことを示した。また青ヶ島の集団は、花被の斑点は黄色のみであることと、核DNAのSSR分析の結果からも、他の集団と明確に差があると推定された。一方、三宅島集団は御蔵島集団と高い近縁性を示したが、これは過去に三宅島の集団が絶滅した後に御蔵島からの個体を移入したことによると考えられた。

4. 伊豆半島における自然交雑種イズユリ

伊豆半島にはササユリとヤマユリの自然交雑種イズユリが自生している。過去の文献でイズユリにはササユリに似た個体、両種の間中型、ヤマユリに似た個体が報告されているが（渡辺 1987）、2種間での遺伝子移入や、交雑帯がどの範囲まで広がっているか不明であった。そこで、筆者らは伊豆半島でササユリ、ヤマユリおよび交雑種イズユリについて、

前章と同様に形態調査とSSR分析を行った。

形態調査と開花期より、調査対象の20集団を以下の5つに分類した。開花期が6月上旬で最も早く、花色は白色または桃色で花被に突起や斑点が見られない伊豆半島南部の6集団をササユリ集団（図4, A）、ササユリよりも開花が遅く、また花被に突起が見られる個体が生える伊豆半島南部の2集団と東部4集団の計6集団をイズユリ-ササユリ型集団（図4, B）、ヤマユリとササユリ両種の間中間的な形質をもつ伊豆半島南部の1集団をイズユリ-中間型集団（図4, C）、ヤマユリに形態的に似るが、斑点の色や花被の色がヤマユリと異なる個体が見られる伊豆半島南部の3集団をイズユリ-ヤマユリ型集団（図4, D）、開花期が7月中旬から下旬で、花色は白色のみで形態に雑種性が見られない伊豆半島南部2集団、西部1集団、東部1集団の計4集団をヤマユリ集団とした。

形態調査は、花では外花被と内花被それぞれの長さ、幅、突起数、斑点数と、花被中央色、斑点色、柱頭色の11形質を、葉では葉長と葉幅の2形質の計13形質を比較した。主成分分析の結果、第1主成分と第2主成分の散布図においてイズユリ-ササ

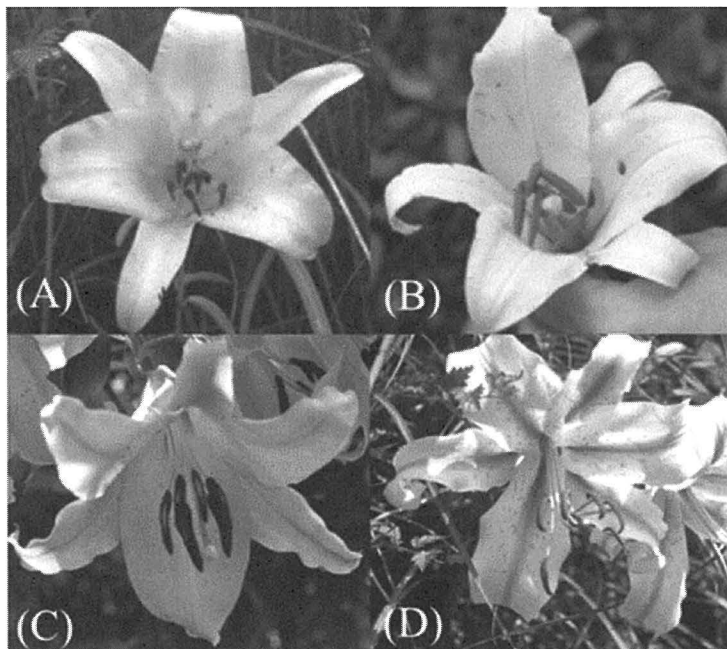


図4 ササユリ (A)、イズユリ-ササユリ型 (B)、イズユリ-中間型 (C)、イズユリ-ヤマユリ型 (D) の花

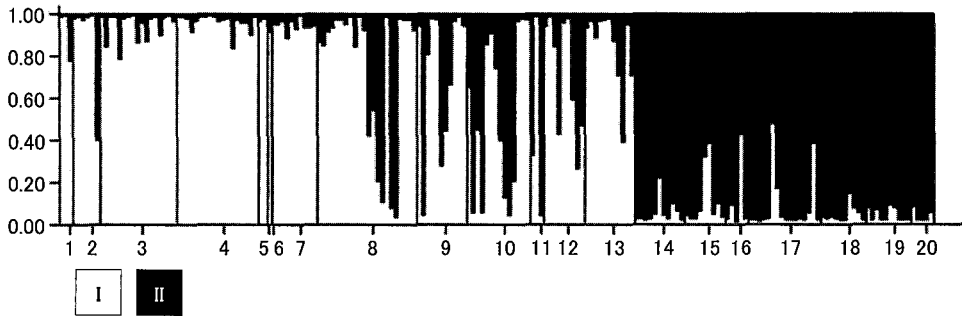


図5 核DNAのSSR分析(ストラクチャー解析)におけるクラスター分配確率(K=2)
ササユリ(No.1-6), イズユリーササユリ型(No.7-12), イズユリー中間型(No.13), イズユリーヤマユリ型(No.14-16), ヤマユリ(No.17-20).

ユリ型集団はササユリ集団に近く、イズユリーヤマユリ型集団はヤマユリ集団に近く位置し、イズユリー中間型集団はヤマユリ集団とササユリ集団の間に位置した。

核DNAのSSR分析におけるストラクチャー解析(K=2)の結果、ササユリ集団はクラスターIの分配確率が高く、ヤマユリ集団はクラスターIIの分配確率が高かった(図5)。イズユリーヤマユリ型集団はクラスターIIの分配確率が高い個体がほとんどだったが、イズユリーササユリ型およびイズユリー中間型集団はクラスターIとIIの分配確率が混在した。

伊豆半島のササユリは半島南部から東部に分布するとされていたが(荻原 1966), 今回の調査結果から、形態的にササユリと判別される集団は南部のみで確認された。また、南部はイズユリのササユリ型, 中間型, ヤマユリ型と形態的多様性が高いため、交雑帯の中心地であると考えられた。イズユリではヤマユリとササユリの交雑後に戻し交雑が起こっていることが示唆されていたが(渡辺 1987), 今回の形態調査とSSR分析の結果もその可能性を支持した。イズユリはヤマユリとササユリの自然種間交雑種であるが、雑種第1代だけでなく、ササユリやヤマユリへの戻し交雑が行われた結果、ササユリ型, 中間型, ヤマユリ型と様々な形態の変異が存在すると考えられる。

5. ユリの保全と利用のこれから

ユリ属 *Archelirion* 節の野生集団での遺伝的多様性は一部の種で明らかになったが、以前未解明の種

もある。現在はヒメサユリやヤマユリにおいても同様に集団ごとの遺伝的多様性を解析中である。

今回調査したサクユリとイズユリの場合、研究を始める段階ではそれぞれ交雑の可能性を考えたが、形態調査とSSR分析の結果、サクユリとヤマユリの間での交雑は起きておらず、サクユリでは集団間での遺伝的分化が大きかった。一方、イズユリではヤマユリとササユリとの間に繰り返し交雑が起きており、遺伝子移入の程度は集団により異なった。

ユリ属 *Archelirion* 節の植物は保全活動としての植え戻しや自生地復元などの際に由来不明の個体や種子が利用される場合があったが、サクユリのように集団ごとの遺伝的な差が大きい種もあることから、異なる地域間での種苗の移動は控えるべきである。また、イズユリではササユリ、ヤマユリに類似した集団もあることから、そのような場合は種間の遺伝子移入についても考慮する必要性もある。

Archelirion 節の植物は形態および遺伝的変異が大きい可能性があるため、野生集団を育種素材として評価する場合や、保全単位を決める場合には形態だけでなく遺伝的にも評価する必要がある。

「オリエンタルハイブリッド」は *Archelirion* 節の植物を交配し作出されてきたが、交配親にどの種がどの程度の割合で用いられてきたかは明らかでない。現在、SSRマーカーを用いて「オリエンタルハイブリッド」と *Archelirion* 節の野生集団を比較しているが、ヤマユリやサクユリが園芸品種への作出に大きく寄与していると推定される。「オリエンタルハイブリッド」の花形はヤマユリやサクユリに似ており、大輪の品種が多いことからこれらの種が多

く使われていると考えられる。

将来的な育種素材として、サクユリはすでに園芸品種の交配親に使われているが、戻し交配によりさらに大型の品種の作出に利用できる可能性がある。また、サクユリの品種に‘シントシマ’があるが、このように野生個体からの選抜育種も考えられる。また、イズユリは種間交雑種で、形態的多様性が大きかったが、花形はヤマユリに似て大型で、花被に斑点を持ち、花色はササユリに似た桃色の個体もあり、両種の形質を併せ持った個体は鑑賞価値が高く、有用な遺伝資源であると考えられる。

文献

- Comber, H.F. 1949. A new classification of the genus Lilies. Lily yearbook. Royal Horticultural Society 13: 85-105.
- 今西英雄 2006. ユリを作りこなすー開花調節と高品質栽培の実際ー. 農村漁村文化協会. 東京.
- Lighty, R.W. 1968. Evolutionary trends in lilies. Lily yearbook, Royal Horticultural Society 31: 40-44.
- Nishikawa, T., K. Okazaki, K. Arakawa and T. Nagamine 1999. A molecular phylogeny of *Lilium* in the internal transcribe spacer region of nuclear ribosomal DNA. J. Mol. Evol. 49: 238-249.
- 荻原吟二 1966. 伊豆半島におけるササユリ自然集団の核型変異. 染色体 66: 2135-2144.
- 清水基夫 1971. 日本のユリ. 誠文堂新光社. 東京.
- 清水基夫 1987. 日本のユリ原種とその園芸種. 誠文堂新光社. 東京.
- 内川公人 2010. 日本の野生ユリの今…Eight Wild Lilies Indigenous to Japan Today (Liliaceae; *Lilium*). 松本生談会出版. 長野.
- 渡辺 栄 1987. 自然交雑種イズユリについて. 清水基夫編著. 日本のユリ原種とその園芸種. pp.166-168. 誠文堂新光社. 東京.
- Yamamoto, S., T. Kikuchi, Y. Yamagiwa and T. Handa 2017. Genetic diversity of *Lilium auratum* var. *platyphyllum* endemic to the Izu archipelago and its relationship to a nearby population of *L. auratum* var. *auratum* by morphological and SSR analysis. Hort. J. 86: 379-388.
- Yamamoto, S., Y. Yamagiwa, Z. Inaba. and T. Handa 2018. Morphological and simple sequence repeat analysis to clarify the diversity of natural *Lilium japonicum* and *L. auratum* hybrids in the hybrid zone of the Izu peninsula, Japan. Hort. J. 87: 115-123.